Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXVI, n° 31
Bruxelles, avril 1960.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXVI, nr 31
Brussel, april 1960.

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DU DEVELOPPEMENT SEXUEL ET DE L'HERMAPHRODITISME CHEZ LES SCHISTOSOMES,

par William Adam (Bruxelles).

(Avec deux planches hors-texte.)

INTRODUCTION BIBLIOGRAPHIQUE.

Les *Schistosomidae* se distinguent des autres Trématodes digénés par le fait qu'ils sont unisexués au lieu d'être hermaphrodites. Les mâles et les femelles se distinguent non seulement par le caractère interne de leurs organes génitaux mais présentent des différences morphologiques extérieures plus ou moins prononcées.

Chez le genre *Schistosoma*, le mâle est beaucoup plus large, présente la peau garnie de papilles et d'épines, et possède un canal gynaecophore, formé par les replis latéraux du corps, et dans lequel se loge la femelle. Cette dernière est plus mince, plus longue, au corps cylindrique avec la peau lisse ou en tout cas moins tuberculée que chez le mâle et peu garnie d'épines.

W. M. Cort (1921, p. 226) cite l'hypothèse de K. Tanabe et de S. Yokogawa que le sexe des schistosomes est déjà déterminé dans l'œuf fécondé et que toutes les cercaires provenant d'un seul miracidium se développent en vers adultes du même sexe. Cette hypothèse était partiellement basée sur l'observation que les infections expérimentales de mammifères avec des cercaires de *Schistosoma japonicum* provenant d'un seul mollusque donnent généralement des vers adultes du même sexe.

E. C. Faust (1927, p. 62) a essayé une série d'infections expérimentales avec *S. japonicum*, chaque fois avec des cercaires provenant d'un seul spécimen d'*Oncomelania hupensis*. Il n'obtenait que des vers mâles non

adultes. Il envisage la possibilité que dans les mollusques qui avaient été récoltés en saison sèche, les parthenitae mâles avaient mieux résisté que les femelles.

En utilisant le hamster *(Cricetus)* comme hôte définitif, A. E. SEVERINGHAUS (1928, p. 653) a démontré par une série d'infections expérimentales avec *S. japonicum* que les infections avec des cercaires provenant d'un seul mollusque donnaient dans la moitié des cas (douze) des vers mâles, dans les autres (douze) des femelles. Il y avait cependant trois mollusques dont les cercaires provoquaient une infection mixte (p. 669). Dans son résumé, l'auteur ne parle plus de ces trois cas et déclare (p. 695) : « When the cercariae from a single snail were used » to infect several mammals (usually six) all the flukes recovered from » these animals were of the same sexe. » Dans les infections unisexuées, les vers mâles se développaient normalement en absence de femelles, mais restaient légèrement plus petits que dans une infection mixte. Par contre, les femelles en absence de mâles restaient beaucoup plus petites et leurs organes génitaux, rudimentaires. L'auteur suppose que le ver mâle produit certaines hormones, sans lesquelles la femelle ne peut se développer. Elle a constaté que dans les infections où le nombre de femelles dépasse celui des mâles, les femelles isolées restent plus petites et moins développées que celles se trouvant dans le canal gynaecophore d'un mâle.

Dans leur étude sur la transmission de *Schistosoma mansoni* et *S. haematobium,* R. M. GORDON, T. H. DAVEY et H. PEASTON (1934, p. 327) ont également obtenu des infections mixtes avec des cercaires provenant d'un seul mollusque. Ils discutent (pp. 340-341) la question de l'infection du mollusque avec un seul miracidium, mais n'ont pas réalisé des expériences.

R. GIRGES (1934) a attribué la splénomégalie égyptienne chez l'homme à l'infection unisexuée mâle de *Schistosoma mansoni.*

Contrairement aux observations faites chez des espèces du genre *Schistosoma,* E. BRUMPT (1936, p. 43) signale que chez « *Bilharziella polonica,* dans des infections à femelles seules, ces dernières évoluent normalement et pondent des œufs, normaux en apparence, mais ne renfermant pas de Miracidium ».

A. GIOVANNOLA (1936, p. 289) semble être le premier à avoir réussi à infecter un *Australorbis glabratus* avec un seul miracidium de *Schistosoma mansoni,* huit autres infections n'ayant pas réussi. Après 36 jours des cercaires sortaient de ce mollusque, avec lesquelles un lapin fut infecté. Deux mois après on trouva dans son foie 63 vers mâles; dans trois cas un mâle de taille plus réduite était logé dans le canal gynaecophore d'un autre mâle.

H. VOGEL (1941, p. 29) rapporte que G. Rose (1937) a répété les expériences de A. GIOVANNOLA avec 10-33 % de résultats positifs. Lui-même a effectué de telles infections avec *S. mansoni* et *S. japonicum.* Pour la première espèce, en travaillant avec *Planorbis guadeloupensis*

comme hôte intermédiaire, il obtenait en 0-18.82 % des cas (au total 45 exemplaires infectés) des infections; chez *Planorbis pfeifferi* en 31,35 et 59,09 % des cas (au total 18 exemplaires infectés). Dans toutes les expériences positives, les cercaires issues de ces mollusques donnaient des vers adultes du même sexe : ± 50 % d'infections mâles et ± 50 % femelles. Le même résultat fut obtenu chez *S. japonicum* en employant *Oncomelania hupensis* comme hôte intermédiaire (27 exemplaires infectés). Les cercaires potentiellement mâles ou femelles ne présentaient pas de différences morphologiques.

Dans un second travail, H. VOGEL (1941 a, p. 78) a étudié l'influence du partenaire sexuel sur la croissance et le développement. L'auteur constate que dans une infection unisexuée, les mâles de *S. mansoni* se développent normalement, les femelles, par contre, n'atteignent pas la moitié de la longueur des femelles d'une infection bisexuée, et le développement de leurs organes génitaux reste au stade que ces dernières montrent après 30 jours, à savoir qu'il n'y a qu'une ébauche des différentes parties composant l'appareil génital femelle. C'est la présence dans le canal gynaecophore du mâle, qui permet à la femelle d'atteindre sa pleine maturité. L'auteur n'a pu décider s'il s'agit d'une influence chimique (par exemple hormonale) ou si la femelle isolée est incapable de se nourrir suffisamment sans le support du mâle dans la circulation sanguine de l'hôte. Dans des infections expérimentales avec différentes espèces de Schistosomes, H. VOGEL constata que la présence du mâle d'une espèce stimule également la femelle d'une autre espèce dans son développement et sa maturation. Cette influence du mâle n'est donc pas spécifique. D'autre part le mâle est tantôt stimulé dans son développement par la femelle d'une autre espèce, tantôt freiné; parfois il n'en subit aucune influence. Le résultat du croisement entre *S. mansoni* femelle et *S. japonicum* mâle donne des œufs normaux qui sont toujours du type de l'espèce de la femelle *(S. mansoni)* (voir également H. VOGEL, 1943, p. 319).

En infectant expérimentalement des cobayes avec des *S. mansoni* mâles, H. VOGEL (1947, p. 266) a trouvé chez ces derniers une ébauche d'organes génitaux femelles dont la position est variable et se situe entre les testicules et la jonction intestinale. L'organe en question contenait parfois de grandes cellules ressemblant à des oöcytes, parfois il était muni d'un conduit situé entre les branches intestinales et qui ressemblait à l'oviducte et l'utérus de la femelle, il n'y avait pas d'oötype. L'auteur n'a pas trouvé avec certitude une ouverture génitale femelle chez ces mâles hermaphrodites. Dans quelques individus, des glandes vitellogènes rudimentaires étaient visibles. Dans ces mâles hermaphrodites, les testicules étaient généralement bien développés et fonctionnaient normalement. Cependant, dans quelques cas et notamment chez des mâles qui s'étaient développés dans des lapins, les testicules montraient une réduction en nombre ou ne produisaient pas de spermatozoïdes. En plus de ces cas d'hermaphroditisme, l'auteur a décrit quatre cas spéciaux. Dans deux,

qui étaient considérés comme des mâles normaux, il semblait y avoir 10 ou 11 testicules; seulement, les postérieurs de ces organes produisaient des oöcytes. Le troisième cas concerne un mâle qui s'était développé chez une souris et qui possédait un testicule supplémentaire, présentant la forme et la situation de l'ovaire. Le dernier cas est un mâle contenant un ovaire qui semblait produire à la fois des oöcytes et des spermatozoïdes. Les mâles hermaphrodites se développaient principalement dans certaines espèces d'hôtes : le cobaye, le hamster et le lapin, rarement chez les souris et jamais dans un singe (*Cercopithecus* sp.). Un autre facteur qui favoriserait la formation d'hermaphrodites est la copulation de deux mâles; celui se trouvant dans le canal gynaecophore d'un autre peut ressembler morphologiquement à une femelle. Il est à remarquer que chez les hermaphrodites les ovaires et les glandes vitellogènes se développent indépendamment les uns des autres. Pour ces dernières la présence ou l'absence d'une partenaire femelle ne semble avoir aucune influence sur leur développement, bien qu'elles fussent particulièrement bien développées dans les cas où l'hôte hébergeait principalement ou exclusivement des parasites mâles. Finalement l'auteur attire l'attention sur le fait que les hermaphrodites secondaires n'ont été trouvés que chez *S. mansoni* et non chez *S. japonicum* et *S. haematobium*.

F. PIFANO (1948, p. 60) a démontré que dans la nature, les cercaires provenant de mollusques *(Australorbis glabratus)* récoltés pendant la saison sèche, donnent surtout des infections unisexuées par vers mâles; pendant la saison des pluies on obtient des infections mixtes. Quand les mollusques de la saison pluviale étaient soumis pendant dix jours à l'action du soleil (jusqu'au moment où 50 % étaient déshydratés) les infections étaient également surtout mâles. Les cercaires potentiellement femelles semblent être plus sensibles aux influences défavorables.

R. B. SHORT (1948, p. 240) a décrit plusieurs spécimens mâles hermaphrodites de *S. mansoni*, provenant de Porto-Rico, sans détails sur l'hôte ou sur l'âge. Le degré de développement des organes femelles de ces mâles hermaphrodites était très variable et certains spécimens les montraient plus avancés que ceux décrits par H. VOGEL (1947). Deux exemplaires possédaient un appareil génital femelle complet, l'utérus s'ouvrant dans le canal éjaculateur des organes mâles.

Contrairement à ce qui avait été constaté chez *Schistosoma*, R. B. SHORT (1948, p. 30) démontra que dans des infections unisexuées femelles de *Schistosomatium douthitti*, ces dernières se développent normalement en absence de mâles et leurs miracidia donnent une génération suivante de mâles et femelles. Dans des croisements intergénériques entre *Schistosomatium douthitti* mâles et *Schistosoma mansoni* femelles, ces dernières se développent normalement et pondent des œufs viables (R. B. SHORT, 1948, p. 30) mais elles restent plus petites.

E. LAGRANGE et G. SCHEECQMANS (1949, p. 1396) ont constaté que des cobayes étaient particulièrement résistants à l'infection avec *Schistosoma mansoni*. La majorité des cercaires n'arrivaient pas à l'état adulte

Schistosoma mansoni (× 42).

Fig. 1. — ♂ normal d'une infection bisexuée dans souris;

Fig. 2. — ♀ normale d'une infection bisexuée dans souris;

Fig. 3. — ♀ normale avec organes génitaux complètement développés et deux œufs abortifs dans l'utérus (L = 5,59 mm), provenant de la souris ♂ n° 3 (6-V-1957) voir p. 13);

Fig. 4. — ♀ andromorphe avec un œuf dans l'oötype (L = 4,58 mm), provenant de la souris ♂ n° 1 (30-IV-1957) (= pl. I, fig. 1 : voir p. 12).

Fig. 5. — ♀ andromorphe (L = 4,45 mm), provenant de la souris ♂ n° 4 (7-V-1957) (voir p. 14).

Fig. 6. — ♀ andromorphe (L = 5,59 mm), provenant de la souris ♂ n° 3 (6-V-1957) (voir p. 14).

Toutes les figures ont été schématisées, les vers ayant été représentés en position allongée, tout en respectant les dimensions et l'emplacement exacts des organes. Afin de ne pas surcharger celles-ci, le canal vitellogène n'a pas été représenté sur les figures 2 à 5.

et ceux qui le devenaient présentaient des anomalies : les femelles, tout en possédant un appareil génital formé, étaient pratiquement stériles, ne produisant que des œufs abortifs; sur vingt-cinq cas examinés, les mâles montraient dans vingt de ceux-ci l'ébauche d'un ovaire, d'autres paraissaient privés de testicules.

R. GÖNNERT (1949, p. 272) a trouvé chez tous les mâles de *Schistosoma mansoni*, provenant de souris expérimentalement infectées, des rudiments d'organes génitaux femelles sous la forme de petits noyaux compacts, à chromatine finement granuleuse («Ruhekerne»). A l'endroit où chez la femelle normale les glandes vitellogènes se développent, on trouve des stades intermédiaires entres ces noyaux et les cellules vitellines. Les femelles ne montraient jamais des rudiments d'organes mâles. Les mâles possèdent un nombre très variable de testicules, allant de 0 à 19. D'après l'auteur (p. 279), il n'a pas été démontré que la détermination du sexe est génotypique; en analogie avec les *Didymozoonidae* on devrait plutôt accepter une détermination phénotypique.

D. V. MOORE, T. K. YOLLES et H. E. MELENEY (1949, p. 69) ont de nouveau démontré que les femelles de *Schistosoma mansoni* n'atteignent pas leur maturité sexuelle en l'absence de mâles. Les femelles qui ont arrêté leur développement, complètent celui-ci quand l'hôte reçoit une seconde infection, avec des vers mâles. Les auteurs ont démontré en outre que c'est le contact avec le mâle qui stimule le développement de la femelle. En effet, une injection dans l'hôte avec une suspension de vers mâles desséchés, l'injection de testosterone, et l'implantation de vers mâles dans la cavité péritonéale d'un hôte hébergeant des vers femelles, n'avaient aucune influence sur le développement de ces dernières.

W. L. PARAENSE et J. MALHEIROS SANTOS (1950, p. 51) ont obtenu dans une série d'infections avec des cercaires provenant d'un seul mollusque quelques infections bisexuées, la plupart étaient unisexuées. Les femelles n'arrivaient pas à maturité en l'absence de mâles.

A. BUTTNER (1950, p. 1420 et 1950, p. 297) a résumé les connaissances au sujet de l'hermaphroditisme chez *Schistosoma mansoni* et les a complétées par des recherches personnelles. Chez les cobayes, tous les parasites mâles possédaient une ébauche d'ovaire, un oviducte plus ou moins amorcé, et parfois quelques follicules vitellins. « Dans la majeure partie des cas, une diminution du nombre de testicules coïncidait avec l'apparition des lobes ovariens » (p. 298). L'infection du hamster avec des vers mâles ne montrait aucun mâle féminisé. D'après l'auteur (p. 303) la labilité congénitale du sexe chez *S. mansoni* « ne joue que dans le sens de la féminisation et n'atteint par conséquent pas les femelles ». A son avis (p. 305) « l'évolution normale de cette souche chez la souris et la féminisation constante des mâles chez le cobaye permettent d'admettre une action physiologique de l'hôte sur le développement sexuel du ver ». « Toutefois, le résultat négatif des recherches entreprises pour retrouver les mêmes anomalies chez d'autres souches de *S. mansoni* ou d'autres espèces de Schistosomes incline à penser que cette labilité parti-

culière du sexe est un caractère héréditaire, appartenant à la souche africaine étudiée ici. C'est la manifestation de ce caractère qui serait liée à certaines conditions physiologiques inhérentes à la nature de l'hôte ». Et l'auteur conclut (p. 306) : « Le déterminisme du sexe dépend probablement ici de la constitution génotypique des cellules du ver. Toutefois, la différenciation des gonades ne peut s'accomplir que sous l'influence de complexes biologiques appartenant à l'hôte définitif : le degré d'intersexualité du ver résulterait, pour chaque hôte envisagé, de l'interaction de ces deux facteurs ».

M. A. STIREWALT (1951, p. 42) a répété les expériences de A. GIOVANNOLA (1936, p. 289) et de H. VOGEL (1941, p. 29) en exposant des mollusques *(Australorbis glabratus)* à un miracidium de *Schistosoma mansoni*. Il en résultait exclusivement des infections unisexuées. Des mollusques exposés à un nombre plus élevé de miracidia donnaient un nombre croissant d'infections bisexuées.

R. B. SHORT (1951, p. 547) a démontré que chez *Schistosomatium douthitti* les femelles peuvent également présenter des caractères d'hermaphroditisme. Sur plus de 1.350 femelles examinées, 21 possédaient des follicules testiculaires; 18 de ces hermaphrodites provenaient d'infections bisexuées, 3 d'infections unisexuées. Le sexe de l'hôte ne semblait avoir aucune influence.

P. L. LEROUX (1951, p. 363) a constaté qu'après des infections avec *Schistosoma mansoni* dans lesquelles les femelles étaient beaucoup plus nombreuses que les mâles, ces derniers devenaient de plus en plus des hermaphrodites, après 4-5 passages dans des souris.

La température des aquaria et l'état de nutrition des Mollusques pendant le développement des miracidia joueraient peut-être un rôle dans la production de mâles anormaux.

Chez des cobayes comme hôtes, ce phénomène se produisait plus tôt, ce qui semble indiquer que l'hôte peut influencer cette anomalie sexuelle. Le même auteur (1951 a, p. 364) a signalé des anomalies chez des femelles de *Schistosoma mattheei*, sans en donner une description détaillée. Il s'agissait de femelles possédant la ventouse ventrale proéminente, des épines cuticulaires sur le corps, derrière la ventouse ventrale, des glandes vitellogènes peu développées ou absentes et un canal gynaecophore peu développé. Des œufs furent trouvés dans le foie d'une souris infectée avec des femelles seulement. Dans une infection avec des cercaires provenant de dix *Physopsis africana*, l'auteur ne trouvait que des femelles, dont certaines donnaient des œufs avec miracidium.

W. L. PARAENSE (1951, p. 547) a poursuivi des infections de cobayes avec des cercaires provenant d'un seul mollusque : sur 26 cobayes 13 produisaient des infections mâles, 11 des femelles. Dans des infections de longue durée beaucoup de femelles montraient un ovaire bien développé. Dans deux des infections mâles, ces derniers étaient hermaphrodites chez 25 et 29 % des spécimens.

I. M. Ruiz et E. Coelho (1952, p. 115) ont constaté chez 48 % des *Schistosoma mansoni* mâles, résultant d'infections expérimentales de cobayes, un hermaphroditisme secondaire. D'après la position et le nombre de lobes ovariens et la présence ou l'absence de glandes vitellogènes, ces auteurs ont distingué plusieurs types d'hermaphroditisme. Ils n'ont pas trouvé de rapport entre le nombre de testicules (qui variait de 2 à 11, le plus fréquemment 5 ou 6), celui de lobes ovariens (de 1 à 3) et la présence de glandes vitellogènes. Dans un lot de 11 mâles provenant d'une infection unisexuée, ils n'ont constaté aucune anomalie, ce qui est en contradiction avec l'hypothèse de H. Vogel, que l'absence de femelles serait à la base des phénomènes d'hermaphroditisme.

En poursuivant ses études sur *Schistosomatium douthitti*, R. B. Short (1952, p. 1) a démontré que des *Lymnaea palustris* et *Lymnaea stagnalis* infectés d'un seul miracidium, produisaient des cercaires qui donnaient sans exception des adultes d'un même sexe. Dans des infections unisexuées mâles, la proportion des vers qui quittent le foie est approximativement la même que dans les infections mixtes. Par contre dans des infections unisexuées femelles, 74,4 % de ces dernières restaient dans le foie contre 2,2 % dans des infections mixtes. Chez *Schistosomatium douthitti* la présence des mâles stimule également la croissance des femelles, mais contrairement à ce qu'on observe chez *Schistosoma*, les deux sexes deviennent matures dans des infections unisexuées; les femelles produisent même des œufs dans lesquels le miracidium se développe.

R. B. Short (1952 a, p. 55) a démontré que ces miracidia uniparentaux sont plus petits et moins infectieux pour les mollusques. Ils se développent pourtant normalement et donnent des cercaires infectieuses pour des souris, se développant en vers mâles et femelles. Le nombre de ces vers adultes était pourtant moins élevé et leur taille plus petite. Dans des infections unisexuées les deux sexes devenaient adultes, mais les femelles produisaient peu d'œufs viables.

O. D. Standen (1953, p. 139) travaillant avec des souris expérimentalement infectées, signale que les mâles de *Schistosoma mansoni* migrent du système porte hépatique vers les vaisseaux mésentériques lorsque les femelles ont atteint leur maturité.

D. V. Moore, T. K. Yolles et H. E. Meleney (1954, p. 181) essayant d'établir le rapport entre le mâle et le développement sexuel de la femelle de *Schistosoma mansoni* arrivent à la conclusion : « that the principal if not the only, stimulus to sexual maturation of the female *S. mansoni*, is provided by the products of the male worm in the act of copulation ».

E. Lagrange (1954, p. 81) a rapporté sur des infections de souris avec des cercaires de *Schistosoma mansoni* provenant d'un seul mollusque, sans préciser si ces mollusques avaient été infectés par un seul miracidium. L'auteur a travaillé avec deux souches différentes du parasite (p. 83), « l'un capable de provoquer aux dépens d'un même mol-

lusque des infections bisexuées, et par le fait mortelles, l'autre ne donnant dans les mêmes conditions que des infestations unisexuées. Dans celles-ci, les femelles n'arrivent pas à maturité sexuelle, il n'y a pas de ponte d'œufs, pas de lésions hépatiques ni d'hémorragies intestinales qui, entre nos mains paraissent conditionnées par la présence des œufs dans ces tissus ». Comme le travail manque de précisions statistiques et qu'il n'y a pas de preuves que les mollusques étaient chaque fois infectés par un seul miracidium il me semble prématuré de conclure à une différence de souches. Il faut surtout remarquer que c'était la souche que l'auteur avait reçue, en février 1948, du Prof. KIKUTH, qui la tenait lui-même du Prof. VOGEL, qui ne donnait que des infections unisexuées en partant de cercaires issues d'un seul planorbe. Or, en 1958, E. LAGRANGE (p. 59) a publié les résultats de trois années d'expériences avec la souche « VOGEL » (il s'agit probablement de la même souche « VOGEL ») qui contredisent en partie ses conclusions de 1954. En effet, chez plusieurs souris infectées par des cercaires provenant d'un seul planorbe, l'auteur a obtenu des schistosomes mâles et femelles.

D. V. MOORE (1955, p. 104) en utilisant le hamster comme hôte a constaté des anomalies sexuelles chez les mâles de *Schistosoma japonicum* (souche de Formose) : un mâle hermaphrodite possédait un ovaire, un oviducte, un oötype et le début d'un utérus, mais pas de glandes vitellogènes, deux mâles présentaient des testicules surnuméraires.

Chez la souche chinoise de *Schistosoma japonicum*, H. F. HSÜ et S. Y. LI HSÜ (1957, p. 459-460) ont trouvé six mâles hermaphrodites sur un total de 2.547 spécimens examinés. De ces mâles hermaphrodites résultant d'infections bisexuées et dont le nombre de testicules variait de un à sept (chez les mâles normaux il y avait de 1 à 14 testicules, mais 90,5 % en possédaient 7), quatre présentaient un ovaire rudimentaire, le cinquième un ovaire déformé et un utérus fermé, et le dernier un ovaire assez développé et un utérus sans ouverture et contenant quelques œufs atrophiés. Des infections unisexuées avec des souches de Formose et du Japon ne donnaient pas des hermaphrodites.

E. LAGRANGE (1958, p. 63) donne les résultats de l'infection de dix souris avec des cercaires de *Schistosoma mansoni* issues d'un seul planorbe. L'auteur a bien voulu me confier les parasites adultes résultant de ces infections; à la p. 12 j'en donnerai la description détaillée et je reviendrai sur l'interprétation de l'auteur.

Dans un autre travail, E. LAGRANGE (1958, p. 183) a infecté des souris avec des cercaires provenant d'un seul planorbe, infecté par un seul miracidium. Sur 23 souris ainsi infectées, l'auteur a trouvé dans un seul cas un couple de parasites dans le mésentère et quelques œufs immatures dans le foie et le mésentère. Si le mollusque était vraiment infecté d'un seul miracidium, ce qui est probable puisque deux autres souris infectées par les cercaires du même mollusque présentaient une infection unisexuée femelle, et si le couple de vers se composait vraiment d'un mâle et d'une femelle, ce cas est unique dans la littérature et s'ex-

plique difficilement. Seulement, le matériel ne fut pas conservé par l'auteur, ni soumis à un examen approfondi après coloration; il n'est pas impossible qu'il s'agisse d'une anomalie telle que je la décrirai ci-dessous (p. 12).

J. ROBINSON (1959, p. 295) a confirmé les constatations de H. VOGEL que normalement ± 1 % des mâles de *Schistosoma mansoni* sont naturellement des pseudohermaphrodites. Antérieurement (1957, p. 59), il avait trouvé un effet possible de testostérone sur la production de ces pseudohermaphrodites, mais ses expériences ultérieures n'ont pas confirmé ce résultat.

Afin de vérifier l'hypothèse de C. OTTOLINA (1957) que des hormones sexuelles du mollusque, hôte intermédiaire, auraient une influence sur les cellules germinatives du miracidium et détermineraient le sexe de la descendance chez *Schistosoma mansoni,* M. EL RAGGAL (1959, p. 67-69) a effectué une série d'infections de souris avec des cercaires de *S. japonicum,* provenant de mollusques *(Oncomelania hupensis)* mâles et femelles, infectés avec un ou plusieurs miracidiums. Les résultats démontrent que le sexe du mollusque n'avait aucune influence sur celui des parasites.

De l'exposé bibliographique donné ci-dessus nous pouvons tirer les conclusions suivantes :

Détermination du sexe.

— A une seule exception près (d'ailleurs douteuse et incontrôlable), les infections de l'hôte définitif par des cercaires provenant d'un mollusque infecté par un miracidium sont toujours unisexuées.

— Les hormones sexuelles du mollusque ne paraissent avoir aucune influence sur le sexe des parasites adultes.

— Les infections par cercaires provenant d'un seul mollusque, dont l'infection par les miracidiums n'a pas été contrôlée, sont le plus souvent unisexuées, mais parfois bisexuées. Si l'on expose le mollusque à plusieurs miracidiums, le nombre d'infections bisexuées chez l'hôte définitif augmente avec le nombre de miracidiums utilisés. Si les mollusques infectés subissent des conditions défavorables (sécheresse), les cercaires qui en sortent donnent des infections unisexuées mâles. Bien que les cercaires potentiellement mâles ou femelles ne semblent pas se différencier morphologiquement, elles paraissent donc avoir une sensibilité différente envers des conditions de milieu, à moins que celle-ci se manifeste déjà au stade « sporocyste ».

— Le développement des parasites dans l'hôte définitif dans des infections unisexuées n'est pas le même chez différents genres de *Schistosomidae.*

Chez *Bilharziella polonica,* les mâles et les femelles se développent normalement, les femelles pondent même des œufs qui ne donnent cependant pas de miracidium.

Chez *Schistosomatium douthitti,* les mâles et les femelles se développent normalement et les femelles pondent des œufs viables, donnant dans les générations suivantes des mâles et des femelles. Les miracidiums uniparentaux sont cependant plus petits et moins infectieux pour les mollusques. Les vers adultes qui en résultent sont moins nombreux et plus petits, les femelles produisent peu d'œufs viables. Quoique les deux sexes puissent se développer isolément, la présence des mâles stimule la croissance des femelles dans les infections bisexuées.

Chez *Schistosoma* (les expériences ont été réalisées principalement avec *S. mansoni* et *S. japonicum*) les mâles se développent normalement dans les infections unisexuées, tout en étant parfois plus petits. Quant aux infections unisexuées femelles, la plupart des auteurs ont constaté que les femelles restent plus petites et n'atteignent pas leur maturité sexuelle, les organes génitaux restant rudimentaires (voir cependant l'observation de P. L. LEROUX, 1951 a, p. 364, chez *S. mattheei*). Le même phénomène se présente dans les infections bisexuées où les femelles prédominent; dans ce cas les femelles se trouvant dans le canal gynaecophore d'un mâle se développent normalement, celles isolées restent plus petites et moins développées.

— Dans les infections bisexuées c'est la présence dans le canal gynaecophore du mâle qui permet à la femelle d'atteindre sa maturité. Cette influence du mâle sur la femelle n'est pas spécifique, même pas générique. Dans les expériences de croisement entre différentes espèces ou genres de *Schistosomidae,* les femelles se développent normalement, mais les œufs et la descendance sont toujours du type de l'espèce de la femelle. Différentes expériences ont été réalisées afin de déterminer la nature de l'influence du mâle sur le développement de la femelle. Des injections de testostérone ou d'une suspension de mâles desséchés et l'implantation de mâles vivants dans la cavité péritonéale de l'hôte n'ont aucun effet sur le développement des femelles dans une infection unisexuée. D. V. MOORE, T. K. YOLLES et H. E. MELENEY (1954) ont avancé l'hypothèse que les produits mâles dans l'acte de la copulation donneraient l'impulsion au développement de la femelle. H. VOGEL (1941) a suggéré que la femelle isolée, avec son faible système musculaire, serait incapable de se nourrir suffisamment sans le support du mâle. Nous reviendrons à ces hypothèses à la page 18.

Hermaphroditisme.

Chez *Schistosomatium douthitti* des cas d'hermaphroditisme peuvent se présenter dans les deux sexes, chez les espèces du genre *Schistosoma* par contre, l'hermaphroditisme affecte exclusivement les mâles. Il a été

constaté jusqu'à présent chez deux espèces : *Schistosoma mansoni* et *Schistosoma japonicum*, pas encore chez *Schistosoma haematobium*.

— Les hermaphrodites ont toujours l'aspect morphologique du mâle, possédant un appareil génital mâle et une ébauche d'organes femelles. Le plus souvent cet appareil génital femelle se présente sous forme d'un ou plusieurs lobes ovariens rudimentaires, parfois accompagnés de glandes vitellogènes; rarement il y a un appareil femelle complet dont l'utérus s'ouvre dans le canal éjaculateur des organes mâles.

D'après R. Gönnert (1949) les mâles de *Schistosoma mansoni, S. haematobium* et *S. japonicum* possèdent toujours une ébauche d'organes femelles sous forme de cellules spéciales qui se trouvent disposées aux endroits où, chez la femelle, l'appareil génital se développe.

Potentiellement, tous les mâles seraient donc des hermaphrodites, et l'apparition des organes femelles serait un phénomène phénotypique déterminé par certains facteurs extérieurs. Selon A. Buttner (1950) une diminution du nombre de testicules coïncide souvent avec l'apparition des lobes ovariens.

— Influence de l'hôte définitif : les Schistosomes hermaphrodites se trouvent surtout chez le cobaye, le hamster et le lapin, rarement chez la souris et jamais chez le singe *(Cercopithecus)*.

— Influence du partenaire : d'après H. Vogel (1947) un ver mâle se trouvant dans le canal gynaecophore d'un autre mâle développerait un aspect femelle; d'autre part les organes femelles se développeraient surtout dans des infections principalement ou exclusivement mâles. Selon P. L. Leroux (1951) les mâles deviennent de plus en plus hermaphrodites dans les infections où les femelles prédominent. J. M. Ruiz et E. Coelho (1952) sont d'avis que l'absence de femelles n'est pas une cause de l'apparition de l'hermaphroditisme chez les mâles.

— Influence de l'hôte intermédiaire : P. Leroux (1951) a suggéré que la température des aquaria et l'état de nutrition des Molusques joueraient peut-être un rôle dans la production de parasites mâles anormaux.

— Influence génétique : l'hypothèse de A. Buttner (1950) que la labilité du sexe serait caractéristique pour la souche africaine des parasites n'a pas été confirmée par les études ultérieures.

— Il n'est pas certain que les femelles anormales de *Schistosoma mattheei* signalées par P. L. Leroux (1951 a) étaient des hermaphrodites (voir également p. 18).

ETUDE PERSONNELLE.

Le matériel étudié ci-dessous provient de l'expérience VI de E. Lagrange (1958, p. 63) dont je résume ici l'essentiel.

Du 14 au 22 février 1957, 10 souris, 5 mâles et 5 femelles, furent exposées à des cercaires issues d'un seul et même planorbe *(glabratus)*. L'auteur (p. 64) a exposé les résultats de ces infections dans le tableau suivant :

Hôtes	Souris mâles					Souris femelles				
Numéro	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Après jours	72	74	78	79	80	88	92	93	99	100
Mâles (?)	1 ?	0 ?	7 ?	8 ?	4 ?	13 ?	3 ?	4 ?	5 ?	6 ?
Femelles	6	4	3	3	7	9	9	7	11	10
Œufs	+	—	—	+	+	—	—	—	—	1
Œufs fertiles ...	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

E. Lagrange a déjà sommairement décrit ce matériel sans coloration préalable, ce qui explique son interprétation partiellement erronée.

Il a bien voulu me confier les spécimens, fixés au formol (4 %), pour l'étude morphologique et histologique. A l'exception de quelques exemplaires utilisés pour faire des coupes microscopiques (1), tous les vers ont été colorés au carmin chlorhydrique.

Description morphologique.

Je n'ai pas retrouvé tous les spécimens signalés par E. Lagrange dont certains étaient d'ailleurs incomplets ou en mauvais état et ne se prêtaient pas toujours à une description détaillée.

Souris ♂ n° 1. — D'après E. Lagrange (1958, p. 63) elle contenait 7 parasites femelles dont une « montre un œuf utérin, ventouses minuscules, extrémité antérieure mince et peu développée de type féminin, mais canal gynécophore dans la moitié postérieure, peau hérissée de papilles ». Ce dernier spécimen (fig. 4 et pl. I, fig. 1) présente une longueur totale de 4,58 mm et une largeur maximum de 270 μ. Toute la partie antérieure est svelte comme chez une femelle normale. La ventouse buccale, ovalaire, légèrement allongée, mesure 57 $\times$ 49 μ : la ventouse ventrale dont le bord antérieur se trouve à 164 μ de l'extrémité antérieure du corps, est circulaire, 57 $\times$ 57 μ. La jonction intestinale se trouve à 1,68 mm de l'extrémité antérieure. L'ovaire, bien développé et contortionné (probablement à cause de la fixation) s'étend sur une longueur de 213 μ : entre son bord antérieur et l'oötype il y a une distance de 164 μ tandis que ce dernier mesure 98 $\times$ 57 μ et renferme un œuf déformé par la fixation. L'utérus a 860 μ de long et s'étend en ligne droite de l'oötype à la ventouse ventrale. La largeur du corps atteint 90 μ au niveau de la ventouse ventrale, 164 μ au niveau de l'oötype, 197 μ à celui de l'ovaire.

Des deux côtés du caecum intestinal les glandes vitellogènes sont normalement développées et s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

(1) Je me fais un agréable devoir de remercier le Prof. A. M. Dalcq et le Prof. F. Jeldes d'avoir bien voulu faire les coupes microscopiques.

Tandis que toute la partie antérieure du corps jusqu'à la jonction intestinale est typiquement femelle, l'aspect extérieur de l'animal change à ce niveau, s'élargit, présente un canal gynaecophore et sa peau est recouverte de papilles et d'épines telles qu'on les trouve chez le mâle. L'animal ne possède nulle trace de testicules. Pour distinguer un tel animal de forme extérieure principalement mâle mais possédant des organes génitaux femelles d'un hermaphrodite, on pourrait l'appeler gynandroïde ou, pour éviter toute équivoque, une femelle andromorphe.

Les autres vers provenant du même hôte sont 4 femelles immatures et quelques fragments. Ces femelles présentent une longueur de 3,88 à 3,92 mm. Leurs ventouses ont les mêmes dimensions que celles de la femelle andromorphe, mais la position de la ventouse ventrale est variable, probablement à cause de la contraction lors de la fixation, son bord antérieur se trouve à 107-205 μ de l'extrémité antérieure. Elles ont l'ovaire peu développé; les autres organes génitaux ne sont pas encore visibles dans les préparations *in toto*. Au niveau de l'ovaire, la largeur du corps mesure 107-139 μ, la largeur maximum peut atteindre 148 μ. Dans une de ces femelles le quart postérieur du corps est concave du côté ventral et légèrement élargi comme un début de canal gynaecophore mais la peau ne présente pas de papilles.

Souris ♂ n° 2. — D'après E. LAGRANGE (1958, p. 63) il n'y avait que 4 femelles immatures; « une des femelles, un peu plus grosse aurait une ébauche de canal gynécophore et la ventouse ventrale un peu plus développée ». La plus grande de ces femelles présente une longueur de 3,09 mm et une largeur maximum de 140 μ. La ventouse ventrale possède un diamètre de 65 μ mais il n'y a pas de trace d'un canal gynaecophore. L'ovaire et les glandes vitellogènes sont déjà visibles mais pas encore complètement développées. La seconde femelle est plus petite, 2,84 mm de long et possède un ovaire peu développé. Les deux autres femelles sont immatures et incomplètes.

Souris ♂ n° 3. — Cette souris a livré d'après E. LAGRANGE (1958, p. 63) « 10 adultes dont 3 femelles typiques, minces et immatures, 7 vers avec canal gynécophore et papilles épidermiques dans la partie postérieure, extrémité antérieure mince. Ce sont nettement des types intermédiares, qu'on ne peut guère qualifier d'hermaphrodites et devraient plutôt être considérées comme des asexués, puisqu'aucun des appareils génitaux n'est développé ». Cette interprétation est erronée. Parmi les exemplaires mis à ma disposition j'ai trouvé trois femelles normalement développées. La plus grande, intacte, mesure 5,59 mm de long, sa ventouse buccale a un longueur de 57 μ, sa ventouse ventrale un diamètre de 65 μ. La largeur du corps mesure 139 μ au niveau de l'ovaire, 205 μ au niveau le plus large. Le bord postérieur de l'ovaire se trouve à 1,64 mm de l'extrémité antérieure. Les organes génitaux sont complètement développés et l'utérus renferme deux œufs abortifs (fig. 3). La seconde femelle est cassée en deux morceaux qui mesurent ensemble 5,27 mm de long et constituent probablement l'animal complet. La partie postérieure, à partir

du bord postérieur de l'ovaire, mesure 4 mm. La ventouse ventrale a une longueur de 74 μ. La troisième femelle est incomplète, l'extrémité antérieure manque, le restant a 4,50 mm de long, la distance entre le bord postérieur de l'ovaire et l'extrémité postérieure mesure 3,59 mm. Les organes génitaux sont complètement développés. La largeur atteint 98 μ au niveau de l'ovaire, 139 μ au niveau le plus large.

La plus grande femelle andromorphe mesure 5,59 mm de long (fig. 6), le bord postérieur de l'ovaire se trouve à 2,00 mm de l'extrémité antérieure. Le canal gynaecophore commence peu derrière la ventouse ventrale dont le bord postérieur se trouve à 320 μ de l'extrémité antérieure. La seconde femelle andromorphe a une longueur de 4,27 mm et le bord postérieur de l'ovaire se trouve à 1,68 mm. Le bord postérieur de la ventouse ventrale est situé à 370 μ de l'extrémité antérieure. Le canal gynaecophore débute également peu en arrière de cette ventouse. Il y a encore deux débris de femelles andromorphes, mais je n'ai pas trouvé les autres spécimens signalés par E. LAGRANGE. Dans cette infection les femelles normales et les femelles andromorphes avaient donc leurs organes génitaux complètement développés.

Souris ♂ n° 4. — Elle renfermait d'après E. LAGRANGE (1958, p. 63) : « 11 vers adultes dont 1 couple, 2 femelles libres normales (?), 7 mâles (?) avec papilles et canal gynécophore, mais sans testicules et avec extrémité céphalique petite ». Dans le foie de l'hôte se trouvaient 4 œufs abortifs. Je n'ai retrouvé qu'une seule femelle, normalement développée, d'une longueur totale de 3,55 mm. Le bord postérieur de l'ovaire se trouve à 1,59 mm; la largeur du corps atteint 115 μ au niveau de l'ovaire, 205 μ au niveau le plus large. La ventouse ventrale présente un diamètre de 82 μ. Il y a 8 femelles andromorphes dont une possède un œuf dans l'oötype. Le canal gynaecophore débute le plus souvent à peu près à mi-distance entre la ventouse ventrale et l'ovaire; mais se rapproche parfois de la ventouse ou de l'ovaire. La longueur totale de ces femelles andromorphes dont une est incomplète, mesure : 5,41; 5,36; 4,86; 4,45; 4,45 (fig. 5); 3,82 et 3,82 mm, tandis que le bord postérieur de l'ovaire se situe respectivement à : 2,00; 1,86; 1,86; 1,55; 1,50; 1,41 et 1,27 mm. Dans le plus grand spécimen la ventouse buccale atteint une longueur de 98 μ : le diamètre de la ventouse ventrale ne dépasse pas 90 μ.

Souris ♂ n° 5. — D'après E. LAGRANGE (1958, p. 63) elle contenait : « 1 couple, 3 mâles du type signalé plus haut et 5 femelles immatures. Dans le mésentère, 1 femelle. Au total, 11 adultes ».

Des 4 femelles andromorphes, une a servi à faire des coupes microscopiques; les 3 autres mesurent 4,95; 4,91 et 3,95 mm de long; le bord postérieur de leur ovaire se trouve respectivement à 1,32; 1,59 et 1,23 mm de l'extrémité buccale.

Trois femelles immatures mesurent 3,41; 3,40 et 3,09 mm; le bord postérieur de leur ovaire, peu développé, se trouve à 1,27; 1,27 et 1,18 mm de l'extrémité antérieure. Deux de ces spécimens ont leur partie posté-

rieure élargie et aplatie comme s'il y a un début de formation d'un canal gynaecophore; la peau est cependant dépourvue de papilles.

Souris ♀ n° 6. — E. LAGRANGE (1958, pp. 63-64) signale : « 22 vers adultes vivants dont 3 couples enlacés, les 9 femelles sont immatures et sans la moindre ébauche d'appareil génital, les 13 mâles (?) ont les 2 tiers postérieurs élargis (canal gynécophore) et couverts de papilles, l'extrémité antérieure lisse et mince, pas trace de testicules ».

Quelques exemplaires ont servi à faire des coupes microscopiques (pl. I, fig. 2; pl. II, fig. 1, 2, 3). Parmi les spécimens restants quatre femelles andromorphes complètes mesurent 4,64; 4,32; 4,32 et 4,14 mm et ont le bord postérieur de l'ovaire à 1,77; 1,55; 1,41 et 1,64 mm; le plus petit ayant un œuf abortif dans l'utérus. Les quelques femelles immatures se trouvent en mauvais état, mais une femelle se trouvant dans le canal gynaecophore d'une femelle andromorphe (pl. II, fig. 2) possède l'appareil génital complètement développé.

Souris ♀ n° 7. — D'après E. LAGRANGE (1958, p. 64) il y avait : « 9 femelles immatures et minuscules, 3 mâles (?) avec peau couverte de papilles, extrémité antérieure mince, sans testicules ». Une femelle andromorphe et une femelle immature (pl. II, fig. 4) ont servi à faire des coupes microscopiques. Une femelle andromorphe complète mesure 4,14 mm avec le bord postérieur de l'ovaire à 1,59 mm. Une autre est incomplète, l'ovaire se trouve à 1,32 mm de l'extrémité antérieure et il y a un œuf abortif dans l'utérus. Chez ces deux spécimens le canal gynaecophore commence à mi-distance entre la ventouse ventrale et l'ovaire. Trois femelles immatures intactes mesurent 4,14; 3,55 et 3,27 mm de long; chez la plus petite le bord postérieur de l'ovaire se trouve à 1,41 mm.

Souris ♀ n° 8. — E. LAGRANGE (1958, p. 64) signale : « 6 femelles immatures et minuscules, 4 mâles (?) du type intersexué ». Trois femelles andromorphes mesurent 4,41; 4,41 et 3,95 mm et ont le bord postérieur de l'ovaire à 1,64; 1,55 et 1,45 mm. Deux femelles immatures sont intactes et présentent une longueur de 4,05 et 3,86 mm; la plus petite possède l'ovaire à 1,45 mm.

Souris ♀ n° 9. — D'après E. LAGRANGE (1958, p. 64) les résultats sont pareils à la précédente. J'ai retrouvé 5 femelles andromorphes, dont 4 complètes, mesurant 4,14; 3,91; 3,32 et 3,18 mm avec le bord postérieur de l'ovaire à 1,54; 1,41; 1,14 et 1,32 mm. Le canal gynaecophore commence entre la ventouse ventrale et l'ovaire. Il y avait 5 femelles complètes et plusieurs fragments. Ces femelles mesurent 4,32; 4,27; 3,86; 3,59 et 3,55 mm de long, ont leurs organes génitaux assez développés et présentent la partie postérieure aplatie en dessous comme le début d'un canal gynaecophore, mais sans trace de papilles épidermiques.

Souris ♀ n° 10. — Selon E. LAGRANGE (1958, p. 64) les résultats sont pareils aux deux souris précédentes.

Parmi les 7 femelles andromorphes deux présentent un œuf abortif dans l'utérus; 5 de ces exemplaires sont complets et mesurent 4,64; 4,23;

4,09; 3,91 et 3,91 mm avec le bord postérieur de l'ovaire à 1,50; 1,41; 1,50; 1,50 et 1,45 mm de l'extrémité antérieure. Le canal gynaecophore débute entre la ventouse ventrale et l'ovaire. Parmi les femelles, 2 sont complètes et possèdent une ébauche d'organes génitaux; elles mesurent 4,09 et 3,82 mm avec l'ovaire à 1,27 et 1,36 mm.

Description histologique.

Le matériel étudié, fixé au formol, ne se prêtait pas spécialement à une étude histologique, mais les coupes permettaient quand même une comparaison notamment avec le travail anatomique et histologique fondamental de A. Looss (1895), complété pour certains détails par R. Gönnert (1949, 1949a, 1955).

La partie antérieure des femelles normales et des femelles andromorphes est absolument identique (Pl. II, fig. 3 et 4). Les ventouses présentent le revêtement cuticulaire typique avec de fines épines d'une longueur de 2 μ. La ventouse ventrale possède près de son bord une zone circulaire dépourvue d'épines, telle que R. Gönnert (1949, p. 111) l'a décrite, et les épines ne s'étendent pas loin au-delà du bord externe sur la face extérieure. Les petites papilles sensorielles qui ont un diamètre de 2 à 3 μ semblent être irrégulièrement dispersées sur la cuticule et me paraissent être plus nombreuses chez la femelle andromorphe.

Chez la femelle normale les épines qui garnissent l'extrémité postérieure du corps sont très minces et atteignent une longueur de 2 à 3 μ.

Chez la femelle andromorphe toute la partie du corps qui forme le canal gynaecophore présente une structure extérieure typiquement mâle, telle que R. Gönnert (1949, pp. 107-111) l'a décrite chez le mâle de *Schistosoma mansoni*.

La face physiologiquement dorsale est ornée de grandes papilles épidermiques dont le diamètre peut atteindre 17 μ. Elles sont parfois pourvues d'un noyau et portent de fines épines, ou des soies, d'une longueur de 2 à 4 μ. La face ventrale, constituant la paroi du canal gynaecophore possède le dense revêtement de fortes épines coniques d'une longueur de 2 à 3 μ (voir pl. I, fig. 2; pl. II, fig. 1 et 3a).

Toutes les femelles andromorphes possèdent les organes génitaux complètement développés et conformes aux descriptions de A. Looss (1895) et de R. Gönnert (1955). Les oöcytes atteignent un diamètre de 12 à 16 μ. Chez une femelle normale (souris ♂ n° 3), les oöcytes mesurent à peu près 10 μ. Les quelques œufs observés chez les femelles andromorphes mesurent 80 à 90 μ de long, ce qui correspond aux œufs d'une infection normale chez la souris.

DISCUSSION DES RESULTATS.

Si nous résumons les résultats de l'infection de ces dix souris par les cercaires provenant d'un seul mollusque, nous voyons qu'à l'exception de la souris n° 2, qui ne contenait que quelques vers femelles, toutes les

autres hébergeaient deux types de parasites : des femelles normales, immatures ou complètement développées, et des spécimens pourvus d'un appareil génital femelle normalement développé mais d'un aspect extérieur principalement mâle. En effet, ces femelles andromorphes ont la partie antérieure de leur corps semblable à celle d'une femelle normale, tandis que la partie postérieure s'élargit, forme un canal gynaecophore et possède la peau garnie de papilles et d'épines telles qu'on les trouve chez le mâle. Ce canal gynaecophore commence parfois peu derrière la ventouse ventrale, parfois au niveau de l'ovaire, le plus souvent entre les deux. Les organes génitaux sont exclusivement femelles sans nulle trace de testicules. Nous sommes d'accord avec E. LAGRANGE (1958, p. 63) que ces animaux ne peuvent être qualifiés d'hermaphrodites, mais nous n'acceptons pas l'interprétation de cet auteur qui les considère « comme des asexués, puisqu'aucun des appareils génitaux n'est développé ». Dans sa discussion, l'auteur (p. 65) parle de ses expériences avec des cercaires issues d'un seul planorbe qui donnent une « infection anormale et stérile (exp. 4 *pro parte* et exp. 6) où l'infection du planorbe est soit à prépondérance mâle (exp. 4) soit à prépondérance femelle (exp. 6) comme si le parasite cherchait, sans succès, à produire des adultes des 2 sexes; bien que ceux-ci soient habituellement inféconds, ils ne sont pas dépourvus d'instinct sexuel (présence de couples enlacés). Comme on ne trouve jamais de ces anomalies dans les infections par plusieurs planorbes, il faudrait donc admettre que les cercaires ou les schistosomules mâles et femelles s'influencent réciproquement pour arriver à maturité sexuelle ! ». Pour la dernière question, il suffit de rappeler les conclusions des autres auteurs, résumées à la page 10.

Je me limiterai à une discussion des résultats de l'expérience n° 6 de E. LAGRANGE (1958) et dont j'ai décrit les parasites ci-dessus. Ces résultats posent une série de problèmes.

Malheureusement nous ignorons si le mollusque employé pour l'infection des dix souris était infecté lui-même par un ou par plusieurs miracidiums. Le fait que tous les parasites, d'après leurs organes génitaux, sont des femelles ne prouve pas que le planorbe était infecté d'un seul miracidium. Si nous avions eu cette certitude nous aurions pu conclure que l'apparition des femelles andromorphes n'était probablement pas un phénomène congénital, déterminé dans l'œuf qui avait servi à l'infection, puisqu'une partie des vers se sont développés en femelles normales. Dans ce cas on pourrait supposer une influence du milieu, soit dans l'hôte intermédiaire, soit dans l'hôte définitif, soit pendant la courte période de vie libre de la cercaire. Mais pourquoi cette influence n'aurait-elle eu d'effet que sur une partie des spécimens ? Il est vrai que quelques femelles possèdent la partie postérieure du corps un peu élargie, concave à la face ventrale, comme s'il y avait un début de formation d'un canal gynaecophore, mais elles n'ont pas la structure mâle de la peau. Il ne m'a pas été possible d'étudier les chromosomes de ces parasites, et d'ailleurs, l'état actuel de nos connaissances au sujet des chromosomes chez *Schistosoma*

n'est pas suffisamment avancé pour pouvoir en espérer à ce moment une explication des phénomènes signalés.

Le fait que les femelles andromorphes furent trouvées dans des souris mâles et femelles semble exclure une influence hormonale de l'hôte.

A ma connaissance, P. LEROUX (1951 a, p. 364) est le seul auteur qui a signalé, chez *Schistosoma mattheei*, des femelles (voir p. 6) qui semblent se rapprocher des femelles andromorphes décrites ci-dessus.

Malgré qu'il me soit impossible d'émettre une hypothèse sur les causes du phénomène, l'existence de ces femelles andromorphes dans une infection qui paraît bien être une infection unisexuée, peut contribuer à expliquer la maturation des femelles. En effet, dans l'expérience en question toutes les femelles andromorphes et une partie des femelles normales ont atteint leur maturité sans la présence de mâles. A la page 10 j'ai résumé les différentes hypothèses sur la nature des influences qui détermineraient la maturation sexuelle des schistosomes femelles.

Dans le présent cas nous pouvons exclure une influence hormonale de l'hôte et de parasites mâles, puisque ces derniers étaient absents. Mais il reste une des hypothèses de H. VOGEL (1941 a), à savoir que la structure mâle du système musculaire et de la peau permettrait au mâle de se déplacer dans la circulation sanguine de l'hôte et de lui assurer, ainsi qu'à la femelle se trouvant dans son canal gynaecophore, l'alimentation nécessaire à leur maturation sexuelle.

RESUME.

L'auteur donne un résumé bibliographique détaillé concernant le développement sexuel et l'hermaphroditisme chez les schistosomes. Il décrit ensuite les femelles normales et les femelles andromorphes apparues dans une série d'infections de souris par *Schistosoma mansoni*, réalisées par E. LAGRANGE (1958). Finalement il discute les résultats et les hypothèses sur la nature des influences qui détermineraient la maturation des schistosomes femelles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (2).

BILHARZ, TH.

1853. *Ein Beitrag zur Helminthographia humana.* (Z. wiss. Zool., IV., p. 59.)

BRUMPT, E.

1936. *Précis de Parasitologie.* (5e édit., Paris.)

1936a. *Action des hôtes définitifs sur l'évolution et sur la sélection des sexes de certains helminthes hébergés par eux. Expériences sur des Schistosomes.* (Ann. Paras. hum. comp., XIV, pp. 541-551.)

(2) Les ouvrages marqués d'un astérisque n'ont pu être consultés.

BUTTNER, A.

1950. *Curieux cas d'hermaphroditisme chez une souche africaine de Schistosoma mansoni (Plathelminthe, Trématode).* (C. R. Ac. Sci. Paris, 230, pp. 1420-1422.)

1950a. *Labilité particulière du sexe chez Schistosoma mansoni (Plathelminthe, Trétode). Essai d'interprétation.* (Ann. Paras. hum. comp., XXV, pp. 297-307.)

CORT, W. W.

1921. *Sex in the Trematode family Schistosomidae.* (Science, LIII, pp. 226-228.)

EL RAGGAL, M.

1959. *Wird das Geschlecht der Schistosomen durch das der Wirtsschnecke beeinfluszt?* (Z. Tropenmed. Parasit., 10, pp. 66-70.)

LOOSS, A.

1895. *Zur Anatomie und Histologie der Bilharzia haematobia (Cobbold).* (Arch. mikr. Anat., 46, pp. 1-108.)

FAUST, E. C.

1927. *The possible presence of male Schistosomes alone in experimental and natural infections.* (J. Parasitol., 14, p. 62.)

GIOVANNOLA, A.

1936. *Unisexual infection with Schistosoma mansoni.* (J. Parasitol., 22, pp. 289-290.)

* GIRGES, R.

1934. *Schistosomiasis (Bilharziosis).* (London.)

GÖNNERT, R.

1949. *Ueber rudimentäre weibliche Geschlechtsanlagen bei Bilharzia mansoni-Männchen.* (Z. Tropenmed. Parasitol., I, pp. 272-279.)

1949a. *Die Struktur der Körperoberfläche von Bilharzia mansoni (Sambon, 1907).* (Ibidem, I, pp. 105-112.)

1955. *Schistosomiasis-Studien. I. Beiträge zur Anatomie und Histologie van Schistosoma mansoni. II. Ueber die Eibildung bei Schistosoma mansoni und das Schicksal der Eier im Wirtsorganismus.* (Ibidem, 6, pp. 18-33 et 33-52.)

GORDON, R. M., DAVEY, T. H. et PEASTON, H.

1934. *The transmission of human bilharziasis in Sierra Leone, with an account of the life-cycle of the Schistosomes, concerned, S. mansoni and S. haematobium.* (Ann. trop. Med. Parasit., XXVIII, pp. 323-418.)

HSÜ, H. F. et HSÜ, S. Y. LI.

1957. *On the intraspecific and interstrain variations of the male sexual glands of Schistosoma japonicum.* (J. Parasitol., 43, pp. 456-463.)

JAFFE, R., MAYER, M. et PIFANO C., F.

1945. *Estudios biologicos y anatomopatologicos en animale infectados con un solo sexo de Schistosoma mansoni.* (Rev. Sanid. Asist. Social., Caracas, X, pp. 95-107; Trop. Dis. Bull., 47, p. 756.)

LAGRANGE, E.et SCHEECQMANS, G.

1949. *La bilharziose expérimentale du cobaye.* (C. R. Soc. Biol. Paris, CXLIII, p. 1396.)

1951. *La pratique de la bilharziose expérimentale.* (Ann. Soc. Belge Med. trop., XXXI, pp. 193-206.)

LAGRANGE, E.

1954. *Le sexe des cercaires de Schistosoma mansoni.* (Riv. Parasit., XV, pp. 81-84.)

1958. *Infections unisexuées et possibilité de guérison de Bilharziose à S. mansoni chez la souris.* (Ibidem, XIX, pp. 59-66.)

1958a. *Infections à Schistosoma mansoni chez la souris infestée par les cercaires d'un seul planorbe infesté lui-même par un seul miracidium.* (Ibidem, XIX, pp. 183-186.)

LEROUX. P. L.

1951. *Hermaphroditism in males of Schistosoma mansoni carrying females in the gynaecophoric canal.* (Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 44, pp. 363-364.)

1951a. *Abnormalities in females of Schistosoma mattheei.* (Ibidem, 44, p. 364.)

MALDONADO, J. F. et HERRERA, F. V.

1949. *Schistosoma mansoni infection resulting from exposure to cercariae proceeding from single naturally infected snails.* (Puerto Rico J. publ. Health Trop. Med., 25, p. 230-241.)

MAYER, M. et PIFANO C., F.

1942. *Estudios biologicos y patologicos en animales infectados con Schistosoma mansoni (infecciones uni-y bi-sexuales).* (Rev. Sanid. Asist. Social. Caracas, VII, pp. 419-428; Trop. Dis. Bull., 41, p. 591.)

MOORE, D. V., YOLLES, T. K. et MELENEY, H. E.

1949. *The relationship of male worms to the development of female Schistosoma mansoni.* (J. Parasitol., 35, suppl., p. 30.)

1949a. *A comparison of common laboratory animals as experimental hosts for Schistosoma mansoni.* (Ibidem, 35, pp. 156-170.)

1954. *The relationship of male worms to the sexual development of female Schistosoma mansoni.* (Ibidem, 40, pp. 166-185.)

MOORE, D. V.

1955. *Sexual anomalies in the male Schistosoma japonicum (Formosan strain).* (Ibidem, 41, pp. 104-107.)

NAJIM, A. T.

1951. *A male Schistosoma mansoni with two sets of testes.* (Ibidem, 37, pp. 545-546.)

* OTTOLINA, C.

1957. *El miracidio del Schistosoma mansoni. Anatomía-citología-fisiología.* (Rev. Sanid. Asist. Social, Caracas, 22, pp. 1-411.)

PARAENSE, W. L. et MALHEIROS SANTOS, J.

(1949) 1950. *The sex of « Schistosoma mansoni » in the infestations produced by cercariae from a single snail.* (Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 47, pp. 51-62.)

PARAENSE, W. L.

(1959) 1951. *Further observations on the sex of « Schistosoma mansoni » in the infestations produced by cercariae from a single snail.* (Idibem, 47, pp. 547-556.)

PIFANO, F.

1948. *La infeccion uni-sexual producida por Schistosoma mansoni en condiciones experimentales.* (Arch. Venez. Patol. Trop. Parasit., 1, pp. 63-72.)

ROBINSON, E. J.

1957. *A possible effect of testosterone on the development of Schistosoma mansoni.* (J. Parasitol., 43, p. 59.)

1959. *Further studies on the effect of abnormal host metabolism on Schistosoma mansoni.* (Ibidem, 45, pp. 295-299.)

RUIZ, J. M. et COELHO, E.

1952. *Schistosomose experimental. 2. Hermafroditismo do Schistosoma mansoni verificado na cobaia.* (Mem. Inst. Butantan, XXIV, pp. 115-125.)

SEVERINGHAUS, A. E.

1928. *Sex studies on Schistosoma japonicum.* (Quart. J. microsc. Sci., 71, p. 653.)

SHORT, R. B.

1947. *Unisexual infections with Schistosomatium douthitti (Trematoda).* (J. Parasitol., 33, Suppl. p. 9).

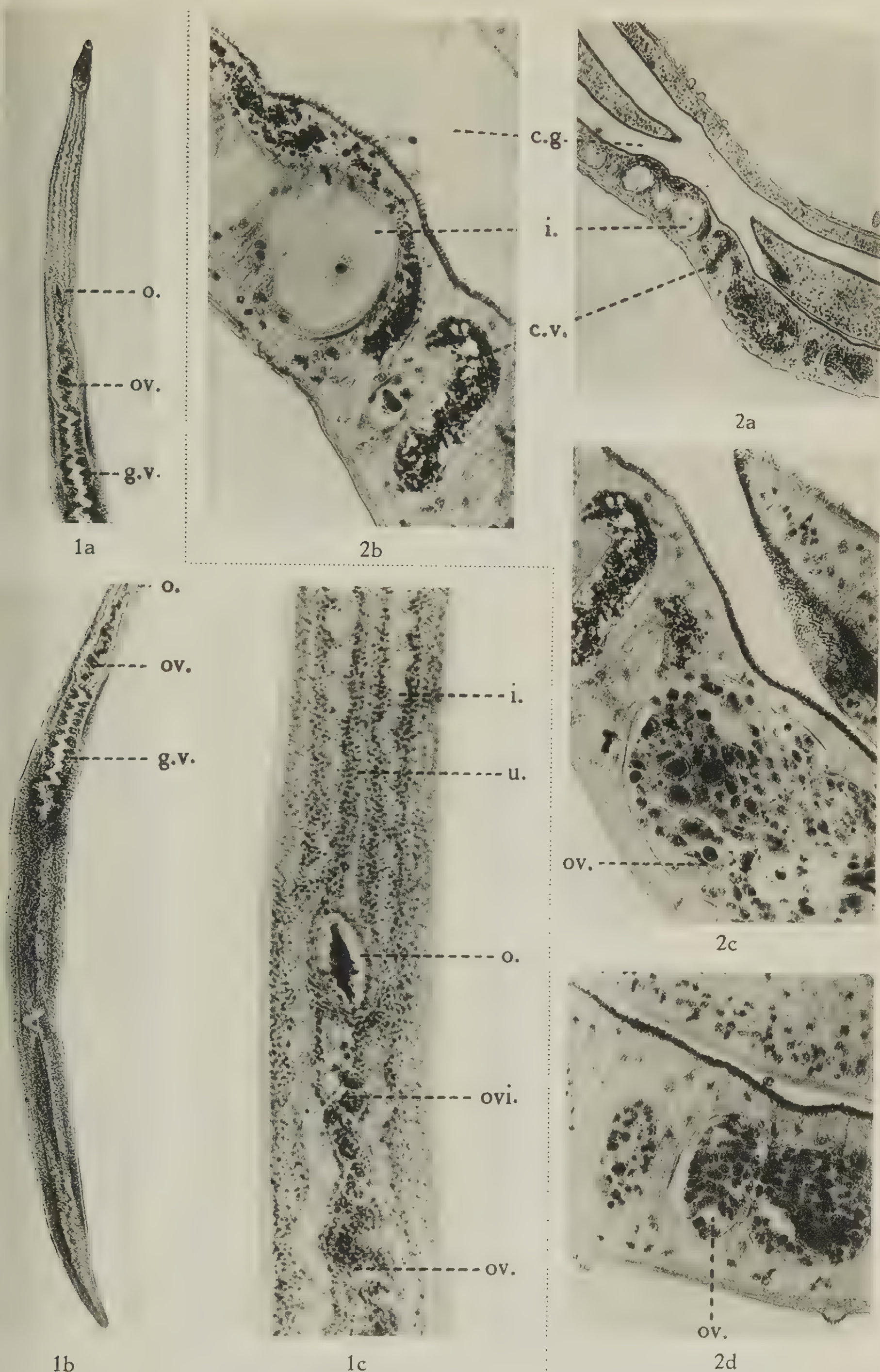
1948. *Hermaphrodites in a Puerto Rico strain of Schistosoma mansoni.* (Ibidem, 34, p. 240.)

1948a. *Inter-generic crosses among Schistosomes (Trematoda: Schistosomatidae).* (Ibidem, 34, Suppl. 2, p. 30.)

1948b. *Infective uniparental miracidia of Schistosomatium douthitti (Trematoda: Schistosomatidae).* (Ibidem, 34, suppl. 2, p. 30.)

1951. *Hermaphroditic female Schistosomatium douthitti (Trematoda: Schistosomatidae).* (Ibidem, 37, pp. 547-555.)

1952. *Sex studies on Schistosomatium douthitti (Cort, 1914) Price, 1931 (Trematoda: Schistosomatidae).* (Amer. Midland Natural., 47, pp. 1-54.)



W. ADAM. — Développement sexuel chez les Schistosomes.

Phototypie A. Dohmen, Bruxelles



W. ADAM. — Développement sexuel chez les Schistosomes.

Phototypie A. Dohmen, Bruxelles

1952a. *Uniparental miracidia of Schistosomatium douthitti and their progeny (Trematoda, Schistosomatidae).* (Ibidem, 48, p. 55-68.)
1955. *Chromosomes and sex determination in Schistosomatium douthitti.* (Ibidem, 41, suppl. p. 24.)
1957. *Chromosomes and sex in Schistosomatium douthitti (Trematoda : Schistosomatidae).* (J. Hered., 48,pp. 3-6.)

SHORT, R. B. et MENZEL, M. Y.
1955. *Chromosomes in parthenogenetic miracidia of Schistosomatium douthitti (Trematoda : Schistosomatidae) and their progeny in snails.* (J. Parasitol., 41, suppl. p. 24.)
1959. *Chromosomes in parthenogenetic miracidia and embryonic cercariae of Schistosomatium douthitti.* (Exp. Parasit., 8, pp. 249-264.)

STANDEN, O. D.
1953. *The relationship of sex in Schistosoma mansoni to migration within the hepatic portal system of experimentally infected mice.* (Ann. Trop. Med. Parasit., 47, p. 139.)

STIREWALT, M. A.
1951. *The frequency of bisexual infections of Schistosoma mansoni in snails of the species Australorbis glabratus (Say).* (J. Parasitol., 37, pp. 42-47.)

VOGEL, H.
1941. *Infektionsversuche an verschiedenen Bilharzia-Zwischenwirten mit einem einzelnen Mirazidium von Bilharzia mansoni und B. japonica.* (Zbl. Bakt. Parasitenk., 148, pp. 29-35.)
1941a. *Ueber den Einflusz des Geschlechtspartners auf Wachstum und Entwicklung bei Bilharzia mansoni und bei Kreuzpaarungen zwischen verschiedenen Bilharzia-Arten.* (Ibidem, 148, pp. 78-96.)
1943. *Ueber die Nachkommenschaft aus Kreuzpaarungen zwischen Bilharzia mansoni und B. japonica.* (Ibidem, 149, p. 319.)
1947. *Hermaphrodites of Schistosoma mansoni.* (Ann. trop. Med. Parasit., 41, p. 266-277.)

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Schistosoma mansoni.

Fig. 1. — Femelle andromorphe (hôte : souris ♂ n° 1), longueur totale : 4,58 mm : a) partie antérieure montrant l'utérus, l'oötype contenant un œuf, l'ovaire, la jonction intestinale et le début du caecum intestinal bordé par les glandes vitellogènes; b) partie postérieure du même spécimen, à partir de l'oötype, montrant les replis latéraux du corps entourant le canal gynaecophore et recouverts de papilles (visibles à gauche au milieu); c) détail du même spécimen, montrant la partie antérieure de l'ovaire, l'oviducte et l'oötype avec un œuf déformé par la fixation.

Fig. 2. — Femelle andromorphe (hôte : souris ♀ n° 6), coupe ± longitudinale montrant le canal gynaecophore garni de petites épines, l'épithélium extérieur garni de grosses papilles munies d'épines : a) vue d'ensemble (× 80); b) détail de la même coupe, montrant le caecum intestinal et le canal vitellogène; c) idem, montrant le canal vitellogène et la partie postérieure de l'ovaire; d) idem, montrant la partie antérieure de l'ovaire (× 300).

Planche II.

Schistosoma mansoni.

Fig. 1. — Femelle andromorphe (hôte : souris ♀ n° 6) coupes ± longitudinales : a) montrant l'ovaire et l'oviducte s'ouvrant dans l'oötype; b) montrant l'oötype et l'utérus (× 95).

Fig. 2. — Femelle normale se trouvant dans le canal gynaecophore de la précédente : a) montrant l'oötype et le début de l'utérus; b) montrant l'ovaire (× 188).

Fig. 3. — Femelle andromorphe (hôte : souris ♀ n° 6) : a) ovaire et début de l'oviducte; b) extrémité antérieure avec ventouse ventrale et ouverture génitale (× 198).

Fig. 4. — Femelle immature (hôte : souris ♀ n° 7) : a) partie antérieure avec oötype; b) extrémité antérieure avec ventouses et utérus (× 198).

EXPLICATION DES ABREVIATIONS.

c. g. = canal gynaecophore.
c. v. = canal vitellogène.
g. v. = glandes vitellogènes.
i. = intestin.
o. = oötype.
ov. = ovaire.
ovi. = oviducte.
u. = utérus.

Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles).
Institut de Médecine tropicale « Prince Léopold » (Anvers).

AD. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3